大猿叶虫生活史特性的地理变异

邹　超[1]，肖　亮[2]，何海敏[1]，曾　奕[1]，薛芳森[1,*]

（1. 江西农业大学昆虫研究所，南昌 330045；2. 新建区松湖镇农业技术推广综合服务站，江西新建 330107）

摘要：【目的】比较不同地理种群生活史特性的差异，是揭示生物体对环境适应机制的最有效方法之一。本研究旨在探明大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* 不同地理种群生活史特性随纬度变异的特点。【方法】在室内恒温 19℃、光周期 16L∶8D 条件下，观察测定了来自 6 个不同纬度的大猿叶虫种群从卵孵化到化蛹和化蛹到成虫羽化的时间，以及蛹和成虫体重。【结果】幼虫历期随纬度的升高逐渐延长，生长速率与纬度呈负相关，这两个生活史特性显示了顺梯度的变异。蛹历期在种群间没有显著差异。体重随纬度的升高逐渐减小，显示了反贝格曼法则。在所有的种群中，雌性蛹和成虫个体均显著大于雄虫，显示了雌性偏向的性体型二型性（SSD）。不同纬度的种群 SSD 指数存在差异，中纬度种群显示了最大的 SSD 指数。雄蛹在变态中比雌蛹丢失了更多的体重，导致成虫期的 SSD 指数大于蛹期。【结论】结果表明，大猿叶虫幼虫发育历期、生长速率和体重在不同纬度间呈现了显著变异。

关键词：大猿叶虫；纬度；发育历期；生长速率；体重；性体型二型性

中图分类号：Q968　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0454-6296(2017)01-0060-07

Geographical variation of life-history traits in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae)

ZOU Chao[1], XIAO Liang[2], HE Hai-Min[1], ZENG Yi[1], XUE Fang-Sen[1,*] (1. Institute of Entomology, Jiangxi Agricultural University, Nanchang 330045, China; 2. Agricultural Technology Extension Station of Songhu Town of Xinjian District, Xinjian, Jiangxi 330107, China)

Abstract: 【Aim】Comparison of life-history traits among different geographical populations is one of the most effective methods for revealing how insects have evolved to adapt to their local environments. This study aims to understand how life history traits of the cabbagem beetle, *Colaphellus bowringi* vary with latitude. 【Methods】The developmental time from egg hatching to pupation and from pupation to adult eclosion, and pupal and adult weight of six geographical populations of *C. bowringi* from different latitudes in China under constant temperature 19℃ and a photoperiod of 16L∶8D were examined in the laboratory. 【Results】The larval duration increased gradually with increasing latitude, and the growth rate was negatively correlated with latitude, showing co-gradient variation in the two traits. However, the pupal duration was not significantly different among different geographical populations. Body weight decreased gradually with increasing latitude, showing a converse Bergmann cline. The sizes of female pupae and adults were significantly larger than those of males in all populations, showing female biased sexual size dimorphism (SSD). The SSD index varied with the latitude, with the highest value at middle latitude. Furthermore, male pupae lost significantly more weight at metamorphosis compared with females, so the SSD index was higher in the adult stage than in the pupal stage. 【Conclusion】The results indicate that the larval duration, growth rate and body weight of *C. bowringi* vary significantly with latitude.

Key words: *Colaphellus bowringi*; latitude; developmental duration; growth rate; body weight; sexual

---

基金项目：国家自然科学基金项目(31260430)

作者简介：邹超，女，1990 年 7 月生，吉林松原人，硕士研究生，研究方向为昆虫生物学，E-mail：1028798734@qq.com

* 通讯作者 Corresponding author, E-mail: xue_fangsen@hotmail.com

收稿日期 Received: 2016-09-02；接受日期 Accepted: 2016-12-14

size dimorphism (SSD)

发育历期(developmental duration)、生长速率(growth rate)和体型(body size)或体重(body weight)是昆虫生活史特性中最重要的 3 个参数，因为昆虫对环境的适应性主要取决于其生长和发育的模式，特别是性成熟时的体型和发育历期(Nylin and Gotthard, 1998)。通常在非繁殖季节，较短的发育历期可以降低繁殖前的死亡风险；在繁殖季节，除降低被捕食和寄生的死亡风险外，短的发育历期可以增加世代数，导致内禀增长率增加。在大多数情况下，快的生长速率是有利的，植食性昆虫的雌虫通常趋向于选择在可以支持昆虫快速生长的寄主植物上产卵(Thompson, 1988)。在昆虫中，雌虫的体型通常和产卵量呈正相关，雄虫的体型则与交配的竞争能力正相关，体型还与生存能力相关(Honěk, 1993; Andersson, 1994; Nylin and Gotthard, 1998, Blanckenhorn, 2000)。然而，要达到大的体型通常需要延长发育时间，而这可能增加繁殖前的死亡率。当然，昆虫为了达到更大的体型，也可通过提高生长速率来实现。尽管自然选择更倾向于选择较大的生长速率(Nylin and Gotthard, 1998; Gotthard, 2001)，但生长速率却很少达到最大值(Arendt, 1997; Nylin and Gotthard, 1998; Biro *et al*., 2006)。因此，昆虫为了达到最大的适应值，发育历期、生长速率和体型三者间的权衡在不同环境下也会发生相应的变化，而这种权衡正是种群内和种群间生活史多样化的一个重要原因。

许多研究表明这 3 个生活史参数存在地理变异。在相同的温度条件下，甘蓝夜蛾 *Mamestra brassica* 南方种群的幼虫发育历期明显长于北方种群(Masaki, 1968)，而在灰蝶 *Polyommatus icarus* 中，南方种群的幼虫发育历期比北方种群短(Nygren *et al*., 2008)。生长速率可显示反梯度变异(counter-gradient variation)，即高纬度种群的生长速率通常大于低纬度种群(Kivelä *et al*., 2011; Parsons and Joern, 2014)，这种变异通常认为是对高纬度生长季节较短的一种补偿(Blanckenhorn and Demont, 2004)。生长速率也可显示顺梯度变异(co-gradient variation)，即低纬度的种群比高纬度种群显示了更高的生长速率(Barton *et al*., 2014)。体型通常会随着纬度而增加[称为贝格曼法则(Bergmann's rule)]或减小[反贝格曼法则(converse Bergmann's rule)] (Mousseau, 1997; Chown and Gaston, 2010)。符合贝格曼和反贝格曼法则的昆虫种类在 2010 年前报道的分别有 21 和 19 种(Chown and Gaston, 2010)。有些昆虫的体型显示了锯齿形渐变模式(saw-tooth clines) (Kivelä *et al*., 2011; Xiao *et al*., 2016)，例如在灰蝶 *P. icarus* 中，野外采集的成虫的体型由南向北逐渐减小，但当生活史从二化性转变为一化性的区域，体型突然增大了，然后又向北继续减小(Nygren *et al*., 2008)。

动物在雌雄体型间常常存在差异，这种现象称为性体型二型性(sexual size dimorphism, SSD)。昆虫中，雌虫体型常大于雄虫，文献记载只有 7% 的昆虫是雄性大于雌性(Stillwell *et al*., 2010)。不同种类昆虫的 SSD 是不同的，同种类的不同地理种群的 SSD 也不同。SSD 的差异主要由遗传决定，环境条件对 SSD 也有一定影响(Teder and Tammaru, 2005)。Stillwell 等(2007)报道了一种取食种子的甲虫 *Stator limbatus*，其 SSD 指数随纬度的升高而变大。粪蝇 *Scathophaga stercoraria* 的 6 个地理种群(雄虫比雌虫大)亦显示了 SSD 与纬度呈显著正相关(Blanckenhorn *et al*., 2006)。

大猿叶虫 *Colaphellus bowringi* Baly (鞘翅目：叶甲科)是十字花科蔬菜的重要食叶性害虫，主要取食白菜 *Brassica chinensis*、芥菜 *Brassica juncea* 和萝卜 *Raphanus sativus*。大猿叶虫是兼性滞育的昆虫，以未交配的滞育成虫越冬和越夏。国内从南到北均有分布。目前，我们已对大猿叶虫江西龙南、修水、山东泰安和哈尔滨种群的生物学和滞育特性进行了较详细的研究(薛芳森等, 2002; Xue *et al*., 2002; 王小平等, 2005; 董宇奎等, 2007; Yang *et al*., 2007; Lai *et al*., 2008; 胡志风等, 2008; 赖锡婷等, 2009; 刘兴平等, 2009)，揭示了这 4 个不同的地理种群在生活史和滞育特性存在差异。如：龙南和修水种群的繁殖和为害出现在春季和秋季，以成虫在土中越夏和越冬，一年可发生 4 代，春季 1 代，秋季 3 代；山东泰安种群的繁殖和为害亦出现在春季和秋季，春秋两季各繁殖 1 代，以成虫在土中越夏和越冬(董宇奎等, 2007)；哈尔滨种群繁殖和危害主要出现在夏季，一年主要发生 1 代，以成虫越冬(胡志风等, 2008)。龙南和修水种群是短日照型种类，即在较高温度下，长日照能诱导滞育(Xue *et al*., 2002; 赖锡婷等, 2009)；泰安和哈尔滨种群无光周期反应，滞育诱导主要取决于温度(Lai *et al*.,

2008)。然而,对涉及大猿叶虫发育历期、生长速率和体型的纬度变异仍然缺乏研究。本研究系统比较了来自6个不同地理纬度大猿叶虫的生活史特性,试图为进一步了解生活史特性的地理变异的进化特点和机制提供新的佐证和基础资料。

1 材料与方法

1.1 供试虫源

大猿叶虫实验种群于2014年3月下旬至6月下旬分别采自江西龙南县(24°9′N, 114°8′E),江西修水县(29°1′N, 114°4′E),河南信阳市(31°48′N, 114°03′E),山东泰安(36°2′N, 117°1′E),辽宁沈阳(41°48′N, 123°23′E)和黑龙江哈尔滨(45°8′N, 126°6′E)菜园。所采集的滞育成虫置于透明盛有泥土塑料盒中(16 cm×11 cm×5.5 cm),用白菜 *B. chinensis* 饲养,饲养3~5 d后成虫入土滞育。7 d后,将滞育成虫转入盛有泥土的玻璃瓶(直径50 cm,高180 cm)中越夏和越冬,玻璃瓶置于江西农业大学昆虫研究所试验站的自然条件下。

1.2 试虫饲养方法

将2015年3月初同时出土的不同地理种群成虫在培养皿(直径9.0 cm,高2.0 cm)中配对繁殖产卵,每个地理种群配对15对。培养皿底部放有滤纸并提供新鲜的白菜叶片喂养成虫,让成虫产卵于培养皿中。每天收集虫卵,连续收集3 d,供实验用。幼虫孵化后转入塑料盒中(16 cm×11 cm×5.5 cm),用新鲜白菜叶片饲养,每盒接初孵幼虫50头,每个地理种群接虫4盒。当幼虫发育到末龄时,单个转入12孔塑料培养盒(孔的直径2.4 cm,高2 cm)中化蛹和羽化,每天检查化蛹和羽化情况并记载化蛹日期和成虫羽化日期。实验在生物培养箱(LRH-250-G型)中进行,温度为19±1℃,光周期为16L∶8D。在此光周期和温度条件下培育的不同地理种群的成虫羽化后,取食7~9 d均入土蛰伏。选择恒温19℃是因为这一温度最适宜大猿叶虫的生长发育(Tang *et al.*, 2016)。

1.3 生物学特征观测

对大猿叶虫不同地理种群的每个个体,我们观察测定了卵孵化到化蛹的时间、化蛹至成虫羽化的时间,蛹和成虫体重、生长速率,以及蛹发育到成虫丢失的体重比率。蛹于第2天置于电子天平(AUY120日本岛津公司生产)称量蛹重,成虫于排出蛹便后称重。在本实验中,饲养到成虫的样本数总共为953头,每个地理种群的存活率均在80%以上,观察的样本数为149~175头。

1.4 数据分析

生长速率的计算方法为:生长速率=ln蛹重/幼虫期(Gotthard *et al.*, 1994)。蛹和成虫间的失重比计算方法为:失重比=1-(成虫重/蛹重)(Gotthard *et al.*, 1994)。性体型二型性指数的计算方法为:SSD指数=(性体型大的个体/性体型小的个体)-1(Lovich and Gibbons, 1992)。

实验数据采用SPSS 17.0(IBM, www.ibm.com)软件进行分析,种群间生活史特性差异比较采用One-way ANOVA和Duncan氏多重比较检验,雌雄间生活史特性差异比较采用独立样本 *T* 检验。

2 结果

2.1 不同地理种群大猿叶虫发育历期、生长速率和蛹重的比较

从图1(A)可以看出大猿叶虫幼虫的发育历期随纬度的升高逐渐延长,不同地理种群间存在显著差异(雌幼虫:$F_{5,462}=103.684$, $P=0.000$;雄幼虫:$F_{5,479}=106.171$, $P=0.000$),而蛹的发育历期在各地理种群间没有显著差异(雌蛹:$F_{5,462}=0.215$, $P>0.05$;雄蛹:$F_{5,479}=106.171$, $P>0.05$)(图1:B)。幼虫和蛹的发育历期在性别间没有显著差异(龙南:$t_{幼虫}=-1.680$, $df=151$, $P>0.05$;$t_{蛹}=-0.709$, $df=151$, $P>0.05$。修水:$t_{幼虫}=-1.099$, $df=173$, $P>0.05$;$t_{蛹}=0.227$, $df=173$, $P>0.05$。信阳:$t_{幼虫}=-0.284$, $df=154$, $P>0.05$;$t_{蛹}=0.123$, $df=154$, $P>0.05$。泰安:$t_{幼虫}=-0.249$, $df=151$, $P>0.05$;$t_{蛹}=0.213$, $df=151$, $P>0.05$。沈阳:$t_{幼虫}=-0.916$, $df=147$, $P>0.05$;$t_{蛹}=-0.407$, $df=147$, $P>0.05$。哈尔滨:$t_{幼虫}=-1.005$, $df=165$, $P>0.05$;$t_{蛹}=-0.088$, $df=165$, $P>0.05$)。

生长速率和蛹重均随纬度的升高逐渐减小,不同地理种群间存在显著差异(生长速率:雌幼虫,$F_{5,462}=324.756$, $P=0.000$;雄幼虫,$F_{5,479}=288.733$, $P=0.000$,图1:C;蛹重:雌蛹,$F_{5,462}=374.112$, $P=0.000$;雄蛹,$F_{5,479}=263.363$, $P=0.000$,图1:D)。不同地理种群的雌蛹均显著大于雄蛹(龙南:$t=20.277$, $df=151$, $P<0.05$;修水:$t=20.592$, $df=173$, $P<0.05$;信阳:$t=18.383$, $df=154$, $P<0.05$;泰安:$t=16.389$, $df=145.495$,

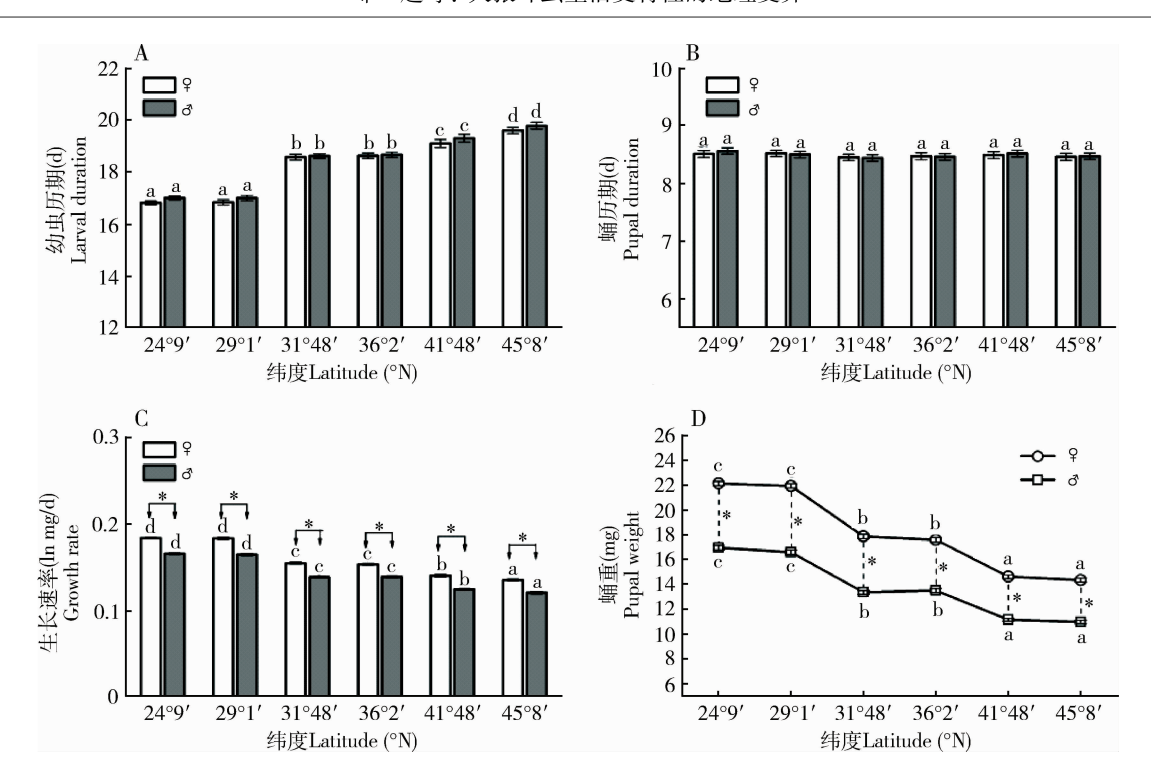


图 1　大猿叶虫不同地理种群幼虫(A)和蛹(B)历期、生长速率(C)和蛹重(D)的比较

Fig. 1　Comparisons of larval (A) and pupal (B) duration, growth rate (C) and pupal weight (D) among different geographical populations of the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*

误差线表示 *SD*；不同地理纬度不同小写字母表示差异显著(One-way ANOVA 和 Duncan 氏多重比较，$P<0.05$)，星号表示雌雄之间存在显著差异(独立 *T* 检验，$P<0.05$)；各地理种群观察样本数为 149 ~ 175。Error bars indicate *SD*. Values with different lowercase letters among different latitudes are significantly different at the 0.05 level based on One-way ANOVA and Duncan's multiple range test. The asterisk means significant difference between sexes (*T* test, $P<0.05$). n = 149 – 175 for each population.

$P<0.05$；沈阳：$t=17.971$，$df=130.145$，$P<0.05$；哈尔滨：$t=16.060$，$df=165$，$P<0.05$)。不同地理种群的雌性幼虫的生长速率均显著大于雄性(龙南：$t=13.168$，$df=151$，$P<0.05$；修水：$t=9.778$，$df=173$，$P<0.05$；信阳：$t=10.901$，$df=154$，$P<0.05$；泰安：$t=9.685$，$df=148.578$，$P<0.05$；沈阳：$t=8.767$，$df=147$，$P<0.05$；哈尔滨：$t=9.130$，$df=165$，$P<0.05$)。

2.2　不同地理种群大猿叶虫成虫体重和体重损失的比较

从图 2(A)可以看出，大猿叶虫雌雄成虫的体重均随着纬度的升高逐渐减小，不同地理种群间存在显著差异(雌：$F_{5,462}=376.238$，$P=0.000$；雄：$F_{5,479}=261.038$，$P=0.000$)。不同地理种群雌成虫的体重均显著高于雄虫(龙南：$t=22.642$，$df=151$，$P<0.05$；修水：$t=21.546$，$df=173$，$P<0.05$；信阳：$t=21.225$，$df=144.454$，$P<0.05$；泰安：$t=18.690$，$df=138.866$，$P<0.05$；沈阳：$t=19.175$，$df=133.674$，$P<0.05$；哈尔滨：$t=19.174$，$df=165$，$P<0.05$)。

图 2(C)可看出，大猿叶虫雌蛹和雄蛹发育到成虫丢失的体重比没有显示纬度的梯度变异，而呈现了波浪状的变化。不同地理种群失重比存在显著差异(雌性：$F_{5,462}=4.609$，$P=0.000$；雄性：$F_{5,479}=5.673$，$P=0.000$)。有趣的是，不同地理种群均显示了雄虫比雌虫丢失更多的体重，两性之间存在显著差异(龙南：$t=-8.028$，$df=138.661$，$P<0.05$；修水：$t=-5.935$，$df=165.980$，$P<0.05$；信阳：$t=-7.237$，$df=154$，$P<0.05$；泰安：$t=-4.957$，$df=146.832$，$P<0.05$；沈阳：$t=-7.657$，$df=147$，$P<0.05$；哈尔滨：$t=-6.609$，$df=165$，$P<0.05$)。

2.3　大猿叶虫体型二型性的地理变异

图 3 可以看出，大猿叶虫蛹和成虫的 SSD 没有显示纬度梯度变异，中纬度的河南信阳种群的 SSD 指数最高，表明信阳种群雌雄间体重的个体差异较大。蛹的 SSD 指数明显低于成虫，这种差异是由于雄虫在变态中比雌虫丢失了更多的体重所致。

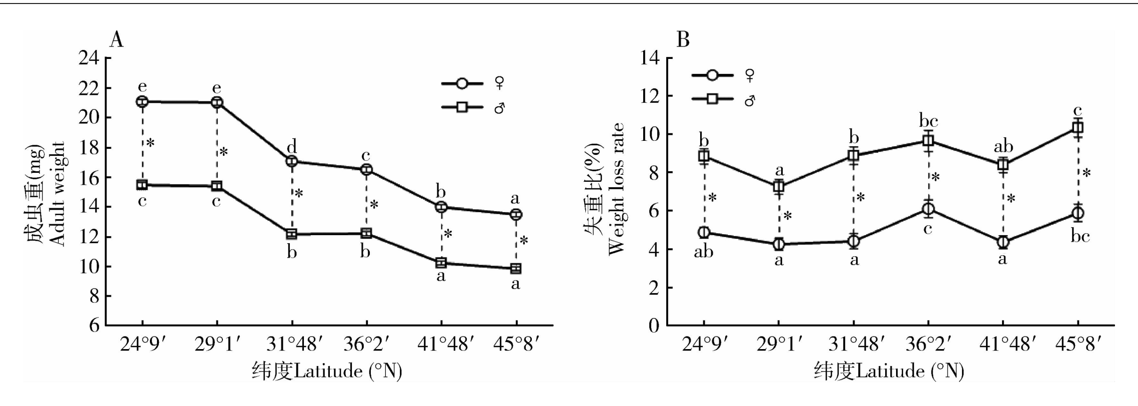


图 2 大猿叶虫不同地理种群成虫体重(A)和失重比(B)的比较

Fig. 2 Comparisons of adult weight (A) and weight loss rate (B) among different geographical populations of the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*

误差线表示 *SD*;不同地理纬度不同小写字母表示差异显著(One-way ANOVA 和 Duncan 氏多重比较, $P<0.05$); 星号表示雌雄之间存在显著差异(独立 *T* 检验, $P<0.05$);各地理种群观察样本数为 149 - 175。Error bars indicate *SD*. Values with different lowercase letters among different latitudes are significantly different at the 0.05 level based on one-way ANOVA and Duncan's multiple range test. The asterisk means significant difference between sexes (*T* test, $P<0.05$). n = 149 - 175 for each population.

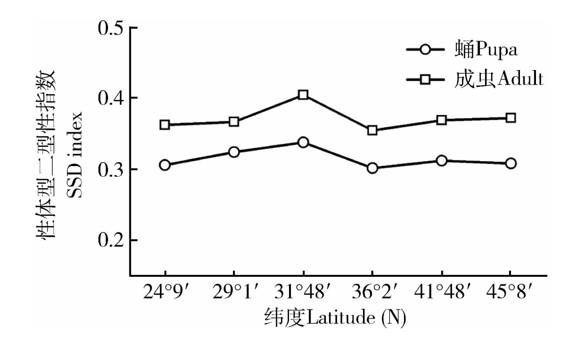


图 3 大猿叶虫不同地理种群性体型二型性的比较

Fig. 3 Comparisons of sexual size dimorphism (SSD) among different geographical populations of the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*

3 讨论

广泛分布的昆虫常显示了生活史特性的纬度梯度变异,其中体型变异研究得最多。如前言所述,目前已观察到 21 种昆虫遵循贝格曼法则,而有 19 种昆虫显示了反贝格曼法则(Chown and Gaston, 2010)。然而,为什么有些昆虫遵循贝格曼法则而有些昆虫呈现反贝格曼法则仍然没有找到合适的解释。一些看法认为贝格曼法则可能只是温度本身导致的(Atkinson and Sibly, 1997),因为变温动物中普遍存在着温度-体型法则,即低温下生长的个体体型大于高温下的个体,而高纬度通常意味着比低纬度有更低的环境温度。但这样的解释显然不适用于反贝格曼法则的昆虫种类。反贝格曼法则被认为是由于季节长度导致的。因为生长季节随着纬度的升高逐渐缩短,昆虫用于觅食,生长和繁殖的时间也随之缩短。因此,短的季节可能限制了生长和发育,产生出更小体型的个体(Chown and Klok, 2003)。在本研究中,大猿叶虫的体重随纬度的升高逐渐减小,显示了反贝格曼法则。然而,这种反贝格曼模式的出现显然与生长季节长短无关,因为大猿叶虫南方种群仅在春季和秋季繁殖,夏季以成虫越夏。而东北的沈阳和哈尔滨种群是在夏季繁殖,有足够的时间完成一个世代。事实上,沈阳和哈尔滨种群比南方种群显示了更长的幼虫发育时间(图 1: A)。因此,我们推测大猿叶虫体重呈现反贝格曼模式主要是由遗传决定的。

很多研究表明,昆虫的生长速率通常呈反梯度变异,即高纬度种群的生长速率通常大于低纬度种群(Ayres and Scriber, 1994; Gotthard *et al*., 1994; Pöykkö and Tammaru, 2010; Kivelä *et al*., 2011, Parsons and Joern, 2014)。例如,多食性的黑蝗 *Melanoplus femurrubrum* 饲养在同一条件下,与南方种群比较,北方种群体型更小,生长得更快,有更大的生长速率,被认为是适应北方更短的生长季节和更低的温度的一种进化策略(Parsons and Joern, 2014)。因此推测,高纬度种群呈现更大的生长速率可能是对减少的季节长度的一种补偿作用(Blanckenhorn and Demont, 2004)。与反梯度变异的生长速率不同,大猿叶虫的生长速率随纬度的升高逐渐减小,幼虫的发育历期亦随纬度的升高逐渐延长,显示出与纬度环境相关的顺梯度变化的模式。

据我们所知,这是目前所发现的昆虫生长速率呈顺梯度变异的最好例证之一。低纬度的大猿叶虫有更大的生长速率显然是由于低纬度的大猿叶虫有更大的体重和更短的幼虫发育时间所致。

本研究揭示了栖居在不同地理纬度的大猿叶虫显示了不同的 SSD 指数,提供了 SSD 随纬度变异的又一个例证。然而,大猿叶虫的 SSD 没有显示纬度的梯度变异,中纬度的河南信阳种群的 SSD 指数最高。这是因为相对于其他种群信阳种群的雌性个体明显大于雄性个体。我们在不同地理纬度的菜园采集大猿叶虫成虫时也观察到信阳种群的雌雄个体相差较大。然而,导致不同地理种群 SSD 差异的真实原因仍不清楚。我们还发现,在大猿叶虫不同地理种群中,SSD 指数在蛹期明显高于成虫期,这是因为从蛹发育到成虫阶段雄虫比雌虫丢失了更多的体重。雌蛹在变态过程中丢失的体重少于雄蛹,这应该是一种进化的适应,因为雌性更趋向通过增加体重来提高繁殖力(Fischer and Fiedler, 2000)。

参考文献(References)

Andersson M, 1994. Sexual Selection. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

Arendt JD, 1997. Adaptive intrinsic growth rates: an integration across taxa. *Q. Rev. Biol.*, 72(2): 149 - 177.

Atkinson D, Sibly RM, 1997. Why are organisms usually bigger in colder environments? Making sense of a life history puzzle. *Trends Ecol. Evol.*, 12(6): 235 - 239.

Ayres MP, Scriber JM, 1994. Local adaptation to regional climates in *Papilio canadensis* (Lepidoptera: Papilionidae). *Ecol. Monogr.*, 64(4): 465 - 482.

Barton M, Sunnucks P, Norgate M, Murray N, Kearney M, 2014. Co-gradient variation in growth rate and development time of a broadly distributed butterfly. *PLoS ONE*, 9(4): e95258.

Biro PA, Abrahams MV, Post JR, Parkinson EA, 2006. Behavioural trade-offs between growth and mortality explain evolution of submaximal growth rates. *J. Anim. Ecol.*, 75(5): 1165 - 1171.

Blanckenhorn WU, 2000. Temperature effects on egg size and their fitness consequences in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria*. *Evol. Ecol.*, 14(7): 627 - 643.

Blanckenhorn WU, Demont M, 2004. Bergmann and converse Bergmann latitudinal clines in arthropods: two ends of a continuum? *Integr. Comp. Biol.*, 44(6): 413 - 424.

Blanckenhorn WU, Stillwell RC, Young KA, Fox CW, Ashton K, 2006. When Rensch meets Bergmann: does sexual size dimorphism change systematically with latitude? *Evolution*, 60(10): 2004 - 2011.

Chown SL, Gaston KJ, 2010. Body size variation in insects: a macroecological perspective. *Biol. Rev.*, 85(1): 139 - 169.

Chown SL, Klok CJ, 2003. Altitudinal body size clines: latitudinal effects associated with changing seasonality. *Ecography*, 26(4): 445 - 455.

Dong YK, Zhou YC, Li ZH, Xue FS, 2007. Biological characteristics of the population of *Colaphellus bowringi* in Shandong. *Plant Protection*, 33(2): 70 - 73. [董宇奎, 周昱晨, 李照会, 薛芳森, 2007. 大猿叶虫山东种群生物学特性的研究. 植物保护, 33(2): 70 - 73]

Fischer K, Fiedler K, 2000. Sex-related differences in reaction norms in the butterfly *Lycaena tityrus* (Lepidoptera: Lycaenidae). *Oikos*, 90(2): 372 - 380.

Gotthard K, 2001. Growth strategies of ectothermic animals in temperate environments. In: Atkinson D, Thorndyke M eds. Environment and Animal Development: Genes, Life Histories and Plasticity. BIOS Scientific Publishers, Oxford. 287 - 303.

Gotthard K, Nylin S, Wiklund C, 1994. Adaptive variation in growth rate: life history costs and consequences in the speckled wood butterfly, *Pararge aegeria*. *Oecologia*, 99(3): 281 - 289.

Honěk A, 1993. Intraspecific variation in body size and fecundity in insects: a general relationship. *Oikos*, 66(3): 483 - 492.

Hu ZF, Yu HC, Sun WP, Xue FS, 2008. The developmental duration and biological characteristics of *Colaphellus bowringi* in Harbin. *Chinese Bulletin of Entomology*, 45(6): 909 - 912. [胡志风, 于洪春, 孙文鹏, 薛芳森, 2008. 哈尔滨地区大猿叶虫发育历期与生物学特性. 昆虫知识, 45(6): 909 - 912]

Kivelä SM, Välimäki P, Carrasco D, Oksanen J, 2011. Latitudinal insect body size clines revisited: a critical evaluation of the saw-tooth model. *J. Anim. Ecol.*, 80(6): 1184 - 1195.

Lai XT, Tang RX, Yang D, Xue FS, 2009. Biological characteristics of the Longnan population of *Colaphellus bowringi*. *Chinese Bulletin of Entomology*, 46(5): 710 - 713. [赖锡婷, 唐仁新, 杨东, 薛芳森, 2009. 大猿叶虫龙南种群的生物学特性. 昆虫知识, 46(5): 710 - 713]

Lai XT, Yang D, Wu SH, Zhu XF, Xue FS, 2008. Diapause incidence of progeny in relation to parental geographic origin, host plants, and rearing density in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*. *Entomol. Exp. Appl.*, 129(2): 117 - 123.

Liu XP, Wu SH, He HM, Xue FS, 2009. Induction of summer diapause in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae) based on a quantitative photoperiodic response. *Acta Entomologica Sinica*, 52(6): 651 - 655. [刘兴平, 吴少会, 何海敏, 薛芳森, 2009. 大猿叶虫夏滞育的诱导: 基于定量的光周期反应. 昆虫学报, 52(6): 651 - 655]

Lovich JE, Gibbons JW, 1992. A review of techniques quantifying sexual size dimorphism. *Growth Develop. Aging*, 56(4): 269 - 281.

Masaki S, 1968. Geographic adaption in the seasonal life cycle of *Mamestra brassice* (Linné) (Lepidoptera: Noctuidae). *Bull. Fac. Agric. Hirosaki Univ.*, 14: 16 - 26.

Mousseau TA, 1997. Ectotherms follow the converse to Bergmann's rule. *Evolution*, 51(3): 630 - 632.

Nygren GH, Bergström A, Nylin S, 2008. Latitudinal body size clines in the butterfly *Polyommatus icarus* are shaped by gene-environment

interactions. *J. Insect Sci.*, 8(47): 1-13.

Nylin S, Gotthard K, 1998. Plasticity in life-history traits. *Annu. Rev. Entomol.*, 43: 63-83.

Parsons PA, Joern A, 2014. Life history traits associated with body size covary along a latitudinal gradient in a generalist grasshopper. *Oecologia*, 174(2): 379-391.

Pöykkö H, Tammaru T, 2010. Countergradient vs. cogradient variation in growth and diapause in a lichen-feeding moth, *Eilema depressum* (Lepidoptera: Arctiidae). *J. Evol. Biol.*, 23(6): 1278-1285.

Stillwell RC, Blanckenhorn WU, Teder T, Davidowitz G, Fox CW, 2010. Sex differences in phenotypic plasticity affect variation in sexual size dimorphism in insects: from physiology to evolution. *Annu. Rev. Entomol.*, 55: 227-245.

Stillwell RC, Morse GE, Fox CW, 2007. Geographic variation in body size and sexual size dimorphism of a seed-feeding beetle. *Am. Nat.*, 170(3): 358-369.

Tang JJ, He HM, Geng T, Fu S, Xue FS, 2016. Life history responses of the cabbage beetle *Colaphellus bowringi* to temperature change. *Entomol. Res.*, 46(6): 337-344.

Teder T, Tammaru T, 2005. Sexual size dimorphism within species increases with body size in insects. *Oikos*, 108(2): 321-334.

Thompson JN, 1988. Evolutionary ecology of the relationship between oviposition preference and performance of off-spring in phytophagous insects. *Entomol. Exp. Appl.*, 47(1): 3-14.

Wang XP, Xue FS, Ge F, Zhou CA, You LS, 2005. Effects of photoperiod and temperature on the life-history traits of post-diapause adults in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi*. *Acta Entomologica Sinica*, 48(2): 285-289. [王小平, 薛芳森, 戈峰, 周程爱, 游兰韶, 2005. 光周期和温度对大猿叶虫滞育后成虫生物学特性的影响. 昆虫学报, 48(2): 285-289]

Xiao L, He HM, Huang LL, Ge T, Fu S, Xue FS, 2016. Variation of life-history traits of the Asian corn borer, *Ostrinia furnacalis* in relation to temperature and geographical latitude. *Ecol. Evol.*, 6(15): 5129-5143.

Xue FS, Li AQ, Zhu XF, Gui AL, Jiang PL, Liu XF, 2002. Diversity in life history of the leaf beetle, *Colaphellus bowringi* Baly. *Acta Entomologica Sinica*, 45(4): 494-498. [薛芳森, 李爱青, 朱杏芬, 桂爱礼, 蒋佩兰, 刘晓芬, 2002. 大猿叶虫生活史的研究. 昆虫学报, 45(4): 494-498]

Xue FS, Spieth HR, Li AQ, Hua A, 2002. The role of photoperiod and temperature in determination of summer and winter diapause in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* (Coleoptera: Chrysomelidae). *J. Insect Physiol.*, 48(3): 279-286.

Yang D, Lai XT, Sun L, Xue FS, 2007. Parental effects: physiological age, mating pattern, and diapause duration on diapause incidence of progeny in the cabbage beetle, *Colaphellus bowringi* Baly (Coleoptera: Chrysomelidea). *J. Insect Physiol.*, 53(9): 900-908.

(责任编辑: 赵利辉)